New Trends in Soil Biology

Proceedings of the VIII. Intl Colloquium of Soil Zoology. Louvain-la-Neuve (Belgium). August 30 - September 2, 1982. Edited by Ph. LEBRUN, H.M. ANDRÉ, A. DE MEDTS, C. GRÉGOIRE-WIBO and G. WAUTHY. Imprimeur DIEU-BRICHART, Ottignies-Louvain-la-Neuve (1983).

Écophysiologie des lombriciens : acquis récents et perspectives

M. B. BOUCHÉ

Laboratoire de Zooécologie du sol (CNRS/INRA), C.E.P.E.
B.P. 5051, Route de Mende, F-34033 Montpellier cédex (FRANCE)

Résumé :

Par définition, les études écophysiologiques sur les lombriciens portent sur le fonctionnement de ces animaux dans *leur* milieu. On peut aujourd'hui mesurer directement au terrain le flux d'éléments (écométabolisme), le choix alimentaire, le brassage du sol. Les facteurs de régulation, température des lombriciens et humidité du sol (pF) peuvent également être mesurés *in situ*. Ces données analytiques s'intègrent dans un ensemble factoriel plus complexe (exemple du pH, des modes de résistance à la sécheresse) conduisant à des comportements, des modes d'activité et des types de distribution caractéristique.

Summary : Earthworm ecophysiology : recent knowledges and perspects

By definition, ecophysiolocal studies of earthworms deal with function of these animals in *their* natural surroundings. Today it is possible to measure directly in field, chemical fluxes through earthworms (ecometabolism), diets and soil layers mixing. Driving factors as earthworm temperature or soil humidity (pF) could be also measured *in situ*. These analytical data combine with more complex factors (as pH or modes of resistance to drought) leading to typical behavior, activity patterns or distribution types.

Key words : earthworms, ecophysiology, nitrogen, activity, temperature.

I. Introduction

La physiologie est la science qui étudie les fonctions de l'organisme dans son ensemble et celle de ses appareils ou organes particuliers. « Unter Oecologie verstehen wir die gesamte Wissenschaft von den Beziehungen des Organismus zur umgebenden Aussenwelt, wohin wir im weiteren Sinne alle « Existenz-Bedingungen » rechnen können » (HAECKEL, 1866); définition que l'on peut résumer : l'écologie est la science étudiant les interactions entre les êtres vivants et leur milieu. L'écophysiologie des lombriciens étudie donc les fonctions des lombriciens en interactions avec *leur* milieu. Il ne s'agit pas de toutes les études physiologiques des lombriciens mais seulement celles réalisées en fonction de *leur* milieu; celles faites en dehors de cette condition ont une importance certaine, notamment par les informations qualitatives qu'elles nous apportent, mais ne peuvent être utilisées dans une synthèse écologique quantitative. Nous avons montré la faiblesse des études reportant aux peuplements de terrain des données obtenues en conditions artificielles; ces démarches paraécologiques (BOUCHÉ, 1977a) sont d'ailleurs non scientifiques puisqu'elles ne permettent aucun contrôle (non falsifiables au sens de POPPER). Réciproquement, parmi les études écologiques seulement celles se rapportant aux *fonctions* des lombriciens peuvent être qualifiées d'écophysiologiques (les organes séparés étant évidemment exclus).

On peut distinguer dans l'écophysiologie divers types d'études:

1. — la mesure effective des fonctions;
2. — la régulation de ces fonctions par des facteurs mésologiques, ce qui implique la mesure des facteurs dans *leur* milieu;
3. — l'adaptation des espèces à ces milieux peut se réaliser par un comportement (éthologie) particulier, une distribution caractéristique, une adaptation démographique aux contraintes du milieu ou/et une morphologie spécifique (étude morpho-fonctionnelle).

Nous allons montrer sur des exemples particuliers que ces types d'études peuvent aujourd'hui être conduites, en respectant les exigences d'une véritable écophysiologie.

II. Mesures des fonctions intrinsèques : écométabolisme

La mesure des bilans énergétiques des animaux du sol a été un objectif central du Programme Biologique International, avec comme perspective la possibilité d'en dé-

duire le rôle catabolique et le flux des éléments dans les peuplements d'animaux du sol. Sans exception, et jusqu'à présent, ces mesures se sont effectuées dans des conditions artificielles en l'absence du travail mécanique des animaux dans un sol non perturbé. On peut obtenir toutefois une première approximation directe en mesurant les pertes d'énergie ou de carbone... avant ingestion et après défécation au laboratoire (LAVELLE, 1978) ou au cours de la disgestion et dans les fèces au terrain (BOUCHÉ, TOUTAIN & RAFIDISON, sous presse) mais ces mesures en conditions écologiques correctes sont imprécises en raison de la coaction des micro-organismes et de divers phénomènes d'assimilation-excrétion (y compris cutanés) qui sont mal pris en compte. La mise en évidence récente du renouvellement très rapide du carbone et de l'azote dans les tissus des lombriciens (BOUCHÉ, 1982) a permis la mise en œuvre d'une procédure technique nouvelle impliquant une perturbation minimale des animaux et une mesure des flux d'éléments *in situ*. Celle-ci implique :

1. — la capture des animaux sans destruction du sol (vibration);
2. — la coloration des animaux;
3. — le marquage isotopique homogène (1 mois) N^{15} ou C^{14}...;
4. — la remise des animaux *in situ;*
5. — la recapture des animaux en fonction du temps;
6. — la mesure du renouvellement des isotopes;
7. — le calcul des flux.

Des études préliminaires au laboratoire, en conditions constantes avaient montré outre un renouvellement très rapide de la quasi totalité de N^{15} ou C^{14} en 20 jours un flux de 17 mg N/gph[(1)]/j à 15° C pour un *Nicodrilus* anécique.

Cette première mesure effective de flux peut être appliquée à de nombreux autres isotopes ou éléments chimiques et à d'autres espèces. Du point de vue des échanges dans les sols, elle est avec les marquages « à temps courts » des assimilats végétaux (effectués en conditions écologiques par WARAMBOURG & PAUL, 1973, d'après DAHLMAN & KUCERA, 1968), l'un des rares moyens de suivre un élément chimique dans un sol non perturbé. C'est le seul compartiment du sol que l'on peut marquer de façon homogène sans perturber le système en place.

III. Comportement et action sur le milieu

En dehors des connaissances ayant trait à l'activité métabolique propre aux lombriciens et aux contraintes régulant cet écométabolisme, il y a lieu de connaître où et comment les lombriciens agissent sur leur milieu, par leurs émanations gazeuse et moléculaire (excrétats) et par leur action d'ingestion-digestion. On peut ici encore

(1) gph = gramme de poids humide

faire des expérimentations de laboratoire sans références contrôlables avec le milieu, mais les résultats obtenus ne sont généralement que le reflet des manipulations créées dans le dispositif d'étude. Ainsi les choix alimentaires observés ne sont que les sélections dans un nombre limité de possibilités... possibilités qui peuvent ne pas être présentes dans la nature. Les déplacements se font dans des substrats généralement bouleversés et en l'absence des gradients hydriques, thermiques, et des contraintes normales.

On peut observer directement dans le tube digestif des lombriciens capturés dans la nature leur choix alimentaire, conduisant à un partage des ressources non seulement entre espèces mais aussi entre stades (FERRIÈRE, 1980), les populations partagent les ressources entre individus de tailles différentes assurant ainsi une « plasticité fonctionnelle » (LAVELLE, 1983). Mais le comportement de prise d'alimentation est encore plus complexe, les lombriciens particulièrement les anéciques brassant des fractions minérales d'origine variée, comme le montre la couleur de leurs turricules, réingérant leurs fèces (BOUCHÉ, 1981) et choisissant leurs aliments. Un bilan moyen du comportement de prise d'alimentation à partir des litières, fèces, et divers horizons du sol a pu être établi avec les mouvements d'éléments (silice, aluminium, carbone, azote,...) qui y sont liés (BOUCHÉ, TOUTAIN, RAFIDISON, sous presse). Nous avons quelques connaissances sur le comportement normal des lombriciens sur la surface du sol (depuis DARWIN, 1881, 1882) mais nous ignorons à peu près tout sur leur activité essentielle, celle ayant lieu dans le sol. Grâce à cette méthode il est possible de connaître une partie de ce comportement en milieu profond. Nous verrons également (chapitre IV) qu'un comportement moyen de déplacement vertical peut être observé grâce au degré saccharose (Fig. 1). Il est aujourd'hui possible, avec une étude des compartiments du sol (horizons, litières, turricules, endentères, etc.) analysés sur des critères précis et adéquats, de définir les lieux d'activité de chaque espèce à chaque instant.

IV. La régulation des fonctions

Les lombriciens subissent différentes contraintes environnementales au nombre desquelles la température et l'humidité sont particulièrement critiques. Ceci s'observe par :

1. — une modulation de l'intensité des fonctions;
2. — un arrêt d'activité quasi total (formes de résistance);
3. — une élimination totale de la population (distribution en présence-absence).

La *modulation des fonctions* est essentielle à apprécier. S'il est possible de connaître aujourd'hui directement les flux d'éléments à travers le métabolisme des lombriciens il est également intéressant de connaître les conditions thermiques de réalisation de ces flux, les lombriciens se déplaçant dans un gradient thermique variable en fonction des horizons du sol et des aléas climatiques.

DATES	8/5			20/5			28/5			2/6			9/6
DUREE en jours	0			12,25			20,25			25,04			32,21
PERIODES	Départ		P1			P2			P3			P4	Fin
	°C	dj		°C	dj		°C	dj		°C	dj		°C
SURFACE	14,0	178	(14,5°C)	15,0	304	(15,8°C)	17,0	379	(14,5°C)	15,3	502	(18,0°C)	18.5
		160	(13,1°S)					346	(13,8°S)				
- 10 cm	12,8	159	(13,0°C)	13,5	273	(14,3°C)	14,8	335	(13,0°C)	13,5	450	(16,0°C)	16,8
					252	(12,5°S)							
- 20 cm	11,3	141	(11,5°C)	12,0	241	(12,5°C)	13,3	301	(12,5°C)	12,3	404	(14,5°C)	15,0
											401	(12,5°S)	
- 30 cm													
													L
- 40 cm													
- 50 cm	10,0	129	(10,5°C)	10,0	219	(11,3°C)	11,5	271	(11,0°C)	11,0	362	(12,8°C)	13,5
nombre d'information °S			3			2			2			3	
écart à la moyenne °S			(1,05°S)			(0,7°S)			(0,4°S)			(1,4°S)	

Figure 1 Situation moyenne de lombriciens dans le gradient thermique du sol au cours de 4 périodes P successives. Les valeurs obtenues sont converties en degrés jours (dj, soulignées, seules valeurs directement comparables).Les degrés saccharose(° S) reflètent la moyenne depuis la date du départ jusqu'à la fin de la période considérée et les ° C, la moyenne pour seulement la période considérée. En limite de période, chaque température moyenne journalière (° C) est indiquée. La courbe indique, de façon pondérée, les tendances migratrices. L = niveau de léthargie.

Il est impossible d'utiliser la *température* du sol (à quelle profondeur ?, à quel moment ?). Nous avons donc développé une méthode miniaturisée de mesure *dans* les lombriciens, *de leur* température naturelle (RANC, 1980). La Figure 1 donne les températures mesurées par cette technique. Notons que celle-ci fondée sur la cinétique d'inversion du saccharose (PALLMAN *et al.*, 1940) permet l'interprétation des différentes températures en fonction d'un Q_{10} aux propriétés comparables au Q_{10} des processus métaboliques. Le degré saccharose (° *S*) ainsi lu est plus signifiant biologiquement que la simple température. Cette première expérience nous montre :

1. — une grande variabilité individuelle dans les deux espèces anéciques en cause (*N. longus* et *N. nocturnus*);
2. — que la température ne saurait être référée à un horizon de sol (comme cela se fait dans les calculs para-écologiques; BOUCHÉ, 1977a), à l'exception de l'horizon d'observation des animaux en léthargie (dernière période).

Les arrêts et variations globales d'activité peuvent être appréciés par une mesure directe grâce à l'indice de mobilité *(Mi)*; cette mesure étant, pour un stade d'un taxon donné, le rapport des individus capturés par une méthode éthologique (impliquant un déplacement) aux individus capturés par un procédé physique optimum (en principe la totalité des animaux). Ces deux mesures doivent être effectuées au même point, la mesure à 1 mètre de distance des peuplements, même effectuée en grand nombre (500 fois), interdit un rapport correct. Actuellement seule la méthode physico-éthologique combinant sur le même point mesures physique et éthologique est concevable. Cet indice de mobilité est la résultante de la sensibilité moyenne du stade-taxon à la méthode éthologique, mesurable par l'indice de sensibilité *Si* et des conditions instantanées (température-humidité). Pour tenir compte de l'importance du stade-taxon, variant avec les saisons, l'activité doit être exprimée en fonction de la biomasse B (en gph/m^2) ou du nombre N; indices d'activité *Iab* ou *Ian*. Pour ces valeurs on peut traduire l'indice d'activité rapporté à la biomasse moyenne *Iabr* (voir formules en annexe). Comme on le constate (Fig. 2) les modulations d'activité saisonnière sont bien illustrées (par *Iarb*) notamment le ralentissement estival par quiescence épisodique des endogés (*A. icterica*), l'arrêt total par diapause des anéciques adultes (*N. longus*) ou par élimination des postembryons d'épigés (*L. castaneus*). Ceci nous renseigne toutefois mal sur les facteurs propres à la température et l'humidité. On peut également faire une mesure écophysiologique directe des paramètres du milieu (température, humidité) en fonction de l'évolution diachronique de *Mi*. Cette possibilité est toutefois obscurcie par les multiples autres interférences intervenant dans les résultats des captures par méthodes physiques ou éthologiques (variation des densités de populations dans l'espace et le temps; activité limitée par contrôle endocrinologique (diapause), artefacts techniques, etc...). Ceci a toutefois été rendu possible sur nos données de Cîteaux, grâce à une analyse non paramétrique effectuée par MAZAUD (1979) permettant de définir les classes de température et humidité (- 10 cm) favorables à l'activité pour les diverses catégories écologiques et le peuplement total (Fig. 3).

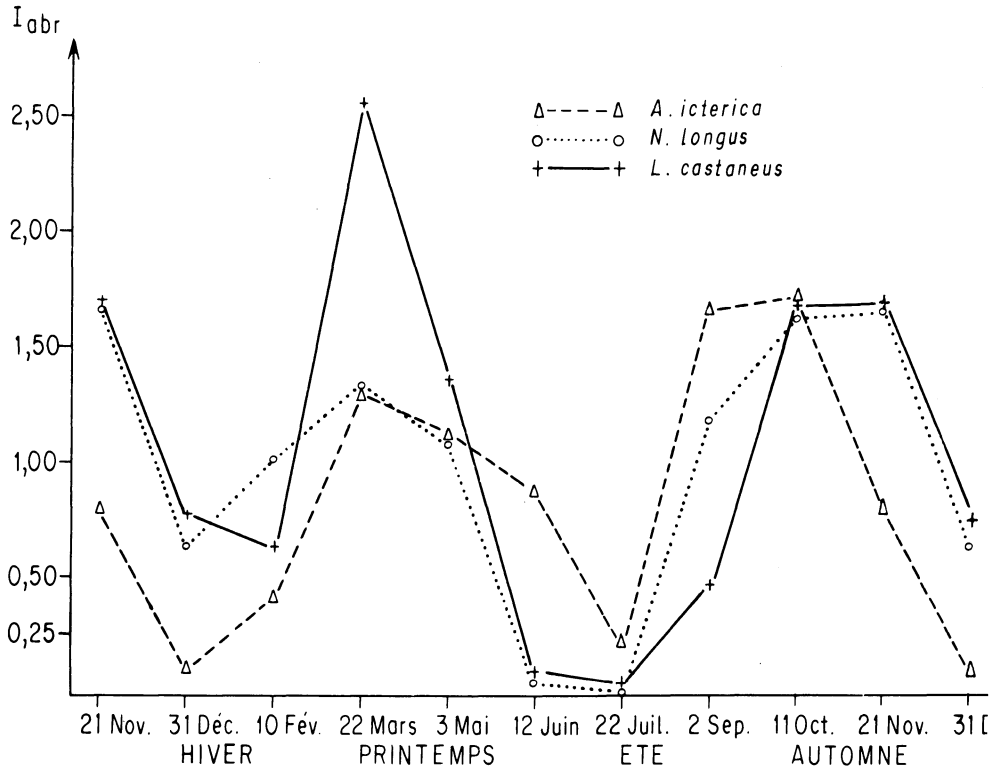

Figure 2 Indice d'activité relative calculé sur les biomasses d'un épigé *Lumbricus castaneus*, d'un endogé *Allolobophora icterica* et d'un anécique à son stade typique (adulte) *Nicodrilus longus longus*. Valeur moyenne des prélèvements hebdomadaires effectués pendant trois ans : les dates indiquées sont les médianes des périodes.

Observons que les anéciques sont sensibles aux « saisons chaudes » (= diapause) mais moins sensibles que les endogés au froid (et période humide) grâce à leur vie en profondeur.

Notons aussi que vers les basses températures, les données sont trop aléatoires pour toutes les catégories prises isolément mais conduisent à de meilleurs résultats toutes catégories confondues : l'optimum se concentre dans une zone étroite. Notons aussi l'insensibilité apparente des épigés à la sécheresse. En fait, en période de sécheresse il y a disparition physique des individus (Fig. 2), ceux se maintenant en microhabitats « humides » étant actifs.

Ces données écophysiologiques observables difficilement sur une station peuvent être vérifiées à plus grande échelle en observant par exemple la distribution (présence-absence) des espèces dans des milieux caractérisés en vertu de contraintes connues. Ainsi, une étude portant sur les 199 points d'études (analyse ponctuelle) en

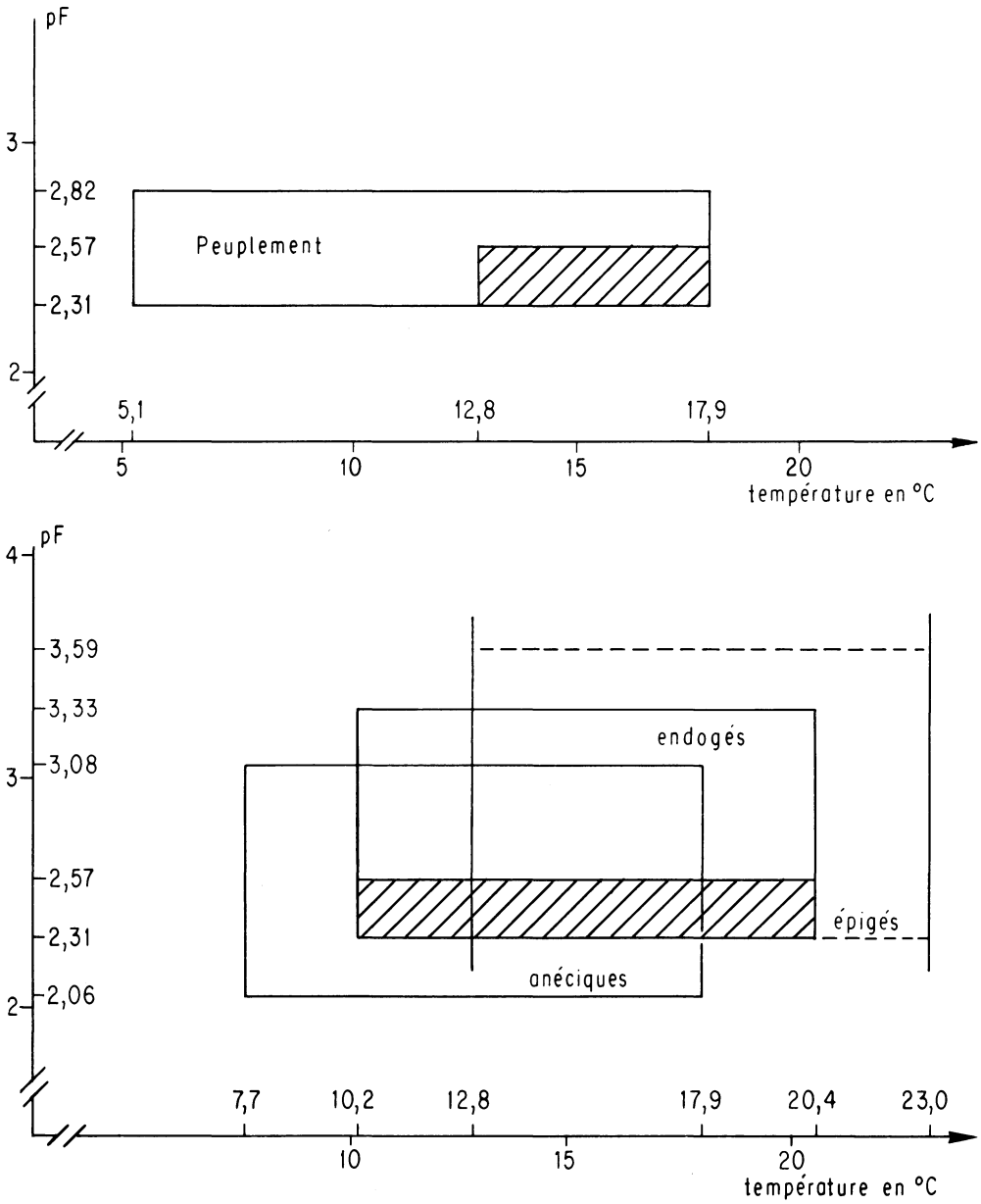

Figure 3 Zone de température (° C du sol à - 10 cm) et d'humidité (pF à - 10 cm ± 3 cm) où l'indice de mobilité Mi est supérieur à la moyenne. *En haut*, pour tous les postembryons du peuplement, en hachuré la zone optimale pour toutes les catégories écologiques. *En bas*, pour chaque catégorie séparément les endogés donnent deux niveaux optimum dont l'un précis (hachuré) et les épigés sont indéterminés vis à vis du pF (tests de χ sur tableau de dépendance Mi x pF et Mi x t par MAZAUD).

Belgique permet d'établir le profil de fréquence corrigé des espèces (DAGET & GODRON, 1983), par rapport à l'hygrométrie des milieux. Cette hygrométrie était établie par classes de types de végétation allant des milieux les plus humides aux plus secs. La Figure 4 présente quelques cas typiques.

Notons l'existence d'espèces à hygrophilie temporaire (*L. rubellus, Octolasium tyrtaeum tyrtaeum*) la première en tant qu'épigé a l'aptitude de résister sous forme de cocons (BOUCHÉ, 1977b et Fig. 2; MARTIN, 1978) et grâce à une stratégie *r* de reproduction (BOUCHÉ, 1977b; SATCHELL, 1980).

Ces contraintes limitant l'activité des lombriciens au terrain sont observables sur un beaucoup plus grand nombre de cas avec des paramètres plus synthétiques, tel le pH, facteur reflétant beaucoup de facteurs écophysiologiquement actifs dans le milieu (Tableau I). Dans tous les cas, ces mesures directes de contraintes au terrain doivent être effectuées sur un très grand nombre de sites pour avoir une signification générale. Des approches encore plus synthétiques sont indispensables pour relier l'écophysiologie « vécue » par les lombriciens aux données des descripteurs analytiques usuellement pris en compte tant en physiologie qu'en écophysiologie métabolique ou comportementale.

V. Conclusion et perspectives

Les techniques pour fonder une écophysiologie des lombriciens cohérente sont aujourd'hui disponibles. Il est possible d'effectuer dans des conditions écologiques des mesures sur les flux d'éléments, les contraintes thermiques, la nature des aliments ingérés et d'identifier leur origine dans le sol. Il est possible de façon plus indirecte et globale d'apprécier l'incidence de paramètres tels le pH et l'humidité sur la distribution ou l'activité des lombriciens. Il est certain que ces techniques pourraient encore être affinées mais, dès à présent, elles permettent d'obtenir des connaissances sur les conditions qu'il faut assurer pour que les mesures plus analytiques de laboratoire puissent, avec sécurité, être extrapolées au terrain. Au lieu de données acquises artificiellement sans possibilité scientifiquement rigoureuse de les appliquer à la nature nous avons maintenant le moyen, à partir de données de terrain, de contrôler les recherches plus analytiques, notamment en conditions d'axénie permettant des interactions lombriciens/microorganismes et/ou en milieu chimiquement inerte (FERRIÈRE *et al.*, 1981). Mais les connaissances ainsi acquises ont une portée plus générale. Elles risquent fort aussi de modifier notre savoir sur la biologie du sol et la pédologie, tant en ce qui concerne les mouvements d'éléments et les systèmes de porosité que dans les échanges d'éléments dans le sol. Les lombriciens semblent bien être le seul « compartiment » majeur du sol que l'on puisse substituer et dont on puisse mesurer le flux sans

Remerciements

Les résultats originaux présentés ici doivent beaucoup à la collaboration d'étudiants-chercheurs, MM. FERRIÈRE, MAZAUD et RANC. Les pF utilisés en référence ont été déterminés par G. VANNIER (CNRS, Brunoy). Les classements phytosociologiques utilisés ont été effectués au Centre d'écologie forestière (Gembloux, Belgique) par MM. SOUGNEZ et NOIRFALISE. Certains traitements biométriques ont été effectués à l'Écothèque méditerranéenne (CNRS, Montpellier) par P. SOTO.

Références

BOUCHÉ (M.B.), 1977a. — Écologie et paraécologie : peut-on estimer la contribution de la faune du sol aux cycles des éléments biogènes ? *In* U. LOHM & T. PERSSON (Eds.), *Soil organisms as components of ecosystems*, Proc. 6th Int. coll. soil zool. — *Ecol. Bull.* (Stockholm), **25** : 157-163.

BOUCHÉ (M.B.), 1977b. — Stratégies lombriciennes. *In* U. LOHM & T. PERSSON (Eds.), *Soil organisms as components of ecosystems,* Proc. 6th Int. coll. soil zool., — *Ecol. Bull.* (Stockholm), **25** : 122-132.

BOUCHÉ (M.B.), 1981. — Contribution des lombriciens à la migration des éléments dans les sols en climats tempérés. *In* CNRS (Ed.), *Migrations organo-minérales dans les sols tempérés.* — C.R. Coll. int. CNRS. Nancy, 24-28 sept. 1979, n° 303 : 145-153.

BOUCHÉ (M.B.), 1982. — L'écosystème prairial. 4.3. Un exemple d'activité animale, le rôle des lombriciens. — *Acta Oecologica, Oec. gen.,* **3** : 127-154.

BOUCHÉ (M.B.), TOUTAIN (F.) & RAFIDISON (Z.), 1983. – Alimentation réelle et brassage pédogénétique du lombricien *Nicodrilus velox* (Annelida : Lumbmricidae) dans une hêtraie vosgienne. – *Rev. Écol. Biol. Sol* (sous presse).

DAGET (Ph.) & GODRON (Ch.), 1983. — *Analyse fréquentielle de l'écologie des espèces dans les communautés.* — Masson, Paris, 172 p.

DAHLMAN (R.C.) & KUCERA (C.L.), 1968. — Tagging native grassland with carbon 14. — *Ecology,* **49** : 1199-1203.

DARWIN (Ch.), 1881, 1882. — *Rôle des vers de terre dans la formation de la terre végétale.* — Reinwal, Paris, 326 p.

FERRIÈRE (G.), 1980. — Fonctions des lombriciens. VII. Une méthode d'analyse de la matière organique végétale ingérée. — *Pedobiologia,* **20** : 263-273.

FERRIÈRE (G.), FAYOLLE (L.) & BOUCHÉ (M.B.), 1981. — Un nouvel outil, essentiel pour l'écophysiologie et l'écotoxicologie, l'élevage des lombriciens en sol artificiel. — *Pedobiologia,* **22** : 196-201.

HAEKEL (E.), 1866. — *Allgemeine Entwicklungsgesichte der Organismen.* Berlin. Cité par SCHWERDTFEGER (F.), 1963. — *Oekologie der Tiere. I. Autoekologie.* — Parey, 461 p.

LAVELLE (P.), 1978. — *Les vers de terre de la savanne de Lamto (Côte d'Ivoire) : peuplement, populations et fonctions dans l'Ecosystème.*— Ed. E.N.S., Paris, Lab. zool., **21**, 301 p.

LAVELLE (P.), 1983. — The structure of earthworm communities. *In* J.E. SATCHELL (Ed.). — Chapman & Hall, London (sous-presse).

MARTIN (N.A.), 1983. — Earthworms in New Zealand agriculture. — *Proc. of the 31st N.Z. Weed and Pest control Conf.* : 176-180.

MAZAUD (D.), 1979. — *Evaluation de méthodes de marquage permettant le repérage des lombriciens au terrain; premières applications.* — Thèse docteur-ingénieur, sciences agronomiques, I.N.A. Paris-Grignon, Paris, 178 p. + 80 annexes.

PALLMANN (H.), EICHENBERGER (E.) & HASLER (A.), 1940. — Eine neue Methode der Temperaturmessung bei ökologichen oder bodenkundlichen Untersuchungen. — *Ber. Schweis. bot. Ges.,* **50** : 337-362.

RANC (D.), 1980. — *Mesure écologique de la température des lombriciens en prairie permanente par la méthode d'inversion du saccharose.* — D.E.A. écologie microbienne, Univ. Claude Bernard, Lyon I, 54 p.

SATCHELL (J.), 1980. — « r » worms and « k » worms : a basis for classifying lumbricid earthworms strategies. *In* D.L. DINDAL (Ed.), *Soil biology as related to land use practices*, Proc. of the VII Int. coll. of soil zoology. — EPA (560/13-80-038), Washington : 848-866.

WARAMBOURG (F.R.) & PAUL (E.A.), 1973. — The use of C^{14} O_2 canopy techniques for measuring carbon transfer through the plant-soil system. — *Plant and soil,* **38** : 331-345.

Annexe

Sib = $\hat{B}$ fo/$\hat{B}$ fo-bl_{20} Indice de sensibilité calculé sur les biomasses
Mib = B^tfo/B^tfo-bl_{20} x 1/Sib Indice de mobilité de la période t calculé sur les biomasses
B fo Biomasse des postembryons mesurée par la méthode standardisée éthologique au formol (= fo)
B fo-bl_{20} Biomasse des postembryons mesurée par la méthode standard physico-éthologique (fo-bl_{20})
B bl_{60} Biomasse des postembryons mesurée par la méthode « absolue » bl_{60} (lavage-tamisage à 60 cm)
$\hat{B}$ Biomasse pluriannuelle moyenne
B^t Biomasse au temps (où à la période considérée)
Iab = Mib x B^t bl_{60} Indice d'activité calculé sur la biomasse
Iabr = Mib x B^t bl_{60}/$\hat{B}$ bl_{60} Indice d'activité relative calculé sur la biomasse
NOTA : Des indices (Sin, Min, Ian, Ianr) peuvent être également calculés sur les nombres.

★
★ ★